Angew. Botanik 61, 39—46 (1987)
© Vereinigung für Angewandte Botanik, Göttingen
ISSN 006-1759/ASTM-Coden: ANBTAJ

Institut für Landschaftspflege und Naturschutz der Universität Hannover

Extreme Standorte und Ektomykorrhiza (insbesondere *Cenococcum geophilum*)

Von
F. H. Meyer

Summary

Extreme Site Conditions and Ectomycorrhizae (Especially *Cenococcum geophilum*)

Extreme sites are characterized by the prevalence or short-coming of one site factor (viz. water, temperature or chemical compounds). Under such circumstances trees with ectomycorrhiza often are more competitive. The fungal partners (for instance *Pisolithus tinctorius* and *Cenococcum geophilum*) are adapted to extreme site conditions. Both the fungi have a broad host range and are expelled under better site conditions. Artificial inoculation with *Pisolithus tinctorius* enabled a successful afforestation of stripmind land, which contains high levels of aluminium, manganese, sulfur, and zinc.

Cenococcum geophilum is a drought resistant fungus and the mycorrhiza formed by it is capable to withstand drought to a higher degree than mycorrhizas with hyaline hyphae. Therefore, in soils suffering from periodic drought there is a greater percentage of *Cenococcum* mycorrhizas and also a high amount of sclerotia of this fungus. Such conditions may be prevalent in raw humus (mor). The dark hyphae of *Cenococcum geophilum* predominating there are more resistant to microbial decomposition than hyaline hyphae and therefore play an important role in the formation of mor.

1. Einleitung

Extreme Standorte sind gekennzeichnet durch einseitigen Mangel eines für das Baumwachstum wichtigen Standortfaktors (wie Wasser, einzelne Nährstoffe oder Wärme) oder durch Überschuß (wie einzelne Schwermetalle). Die Gehölzvegetation derartiger Standorte enthält oft einen hohen Anteil an Arten mit Ektomykorrhiza. Dieses gilt für die boreale und subalpine Kältegrenze des Waldes, für die Trockengrenze des Waldes zur Steppe oder Prärie, für Pionierstandorte (Halden, Böschungen) sowie für Rohhumusstandorte, wo die Mineralisationsrate der im Rohhumus festgelegten Nährstoffe relativ gering ist.

Die Bindung der Gehölze an die Pilzpartner ist auf derartigen Standorten meistens obligatorisch. Singer (1963) sieht daher in der Symbiose zwischen Pilz und Baum eine Parallele zur Symbiose in den Flechten und prägte dafür den Begriff Ektotroph. Während aber bei den Flechten eine einmal gut gelungene Kombination zwischen Pilz und Algen erhalten bleibt und sich auf vegetativem Wege durch Thallusbruchstücke, Soredien oder Isidien leicht vermehrt, muß beim Ektotroph kontinuierlich eine Neukombi-

nation aus Pilz und Baum erfolgen. Die Ektomykorrhizen sind nämlich nur eine begrenzte Zeit lebensfähig, und die Neubildung kann nur an jungen Wurzelspitzen in einem bestimmten Entwicklungsstadium stattfinden (Wilson und Harley, 1983; Duddrigde und Read, 1984). Hinzu kommt, daß Bäume in der Jugend häufiger mit anderen Pilzpartnern zusammenleben als im Alter (Last et al., 1983; Thomas et al., 1983). Ferner induzieren Abwandlungen der Standortbedingungen Veränderungen in Art und Quantität des Mykorrhizabesatzes. Die für viele Bäume obligatorische Symbiose ist also sehr labil und kann, wie Untersuchungen an Waldschadensflächen zeigen, leicht aus dem Gleichgewicht geraten.

Werden Baumsämlinge, die zur Bepflanzung extremer Standorte vorgesehen sind, mit geeigneten Pilzpartnern geimpft, so ist nicht zu erwarten, daß diese über Jahrzehnte mit den Bäumen zusammenleben, vielmehr werden sie, ähnlich wie Pioniere in der Sukzession von Pflanzenbeständen, mit den sich ändernden Standortbedingungen von anderen anspruchsvolleren Arten verdrängt. Als anspruchslose Pioniere tragen sie aber einerseits zum Aufkommen von Bäumen auf extremen Standorten bei und sind andererseits Indikatoren für extreme Standortsituationen. Zwei Mykorrhizapilze extremer Standorte sollen hier näher vorgestellt werden, nämlich *Pisolithus tinctorius* und *Cenococcum geophilum.* Beiden Arten gemeinsam ist ihre geringe Wirtsspezifität, sie besitzen im Vergleich zu anderen Pilzen also ein äußerst weites Wirtsspektrum (Trappe, 1962; Marx, 1977). Weiterhin weisen beide Arten Anpassungsmerkmale an trockene Standorte auf.

2. *Pisolithus tinctorius*

Pisolithus tinctorius kommt an sandigen, humusarmen Standorten vor, die zur Austrocknung neigen, z. B. an Böschungen, Bahndämmen, Sandgruben und auf Halden. Er gehört zur Familie der Sclerodermataceae (Gastromycetales), und seine Fruchtkörper sind durch die lederartige Peridie der Trockenheit gut angepaßt. Vom nahe verwandten Kartoffelbovist *(Scleroderma)* unterscheidet er sich durch die in zahlreiche etwa erbsengroße Peridiolen aufgegliederte Gleba (Erbsenstreuling).

Marx et al. (1982) haben die Impfung von Baumsämlingen mit *Pisolithus* zu einem praxisreifen Verfahren ausgebaut und damit bei der Aufforstung extremer Standorte, z. B. Halden, große Erfolge erzielt.

Mit *Pisolithus* geimpfte Kiefernsämlinge wurden zur Begrünung saurer Abraumhalden des Kohlebergbaus mit hoher Mn- und Zn-Verfügbarkeit herangezogen und wiesen in ihren Nadeln weniger Mn und Zn auf als die nicht geimpften Sämlinge mit natürlicher Mykorrhizainfektion (Berry, 1982). Wiederholt wurde gezeigt, daß auf sauren Halden mit hoher Toxidität einzelner Elemente wie Zn, Cu und Al nur Sämlinge mit Mykorrhiza überleben. Auch gegenüber Luftverunreinigungen erwiesen sich Sämlinge mit *Pisolithus* als widerstandsfähiger. So stellten Mahoney et al. (1983) fest, daß mit *Pisolithus* geimpfte *Pinus taeda*-Sämlinge nach Begasung mit Ozon und Schwefeldioxid keine Einbußen im Wurzeltrockengewicht erlitten im Gegensatz zu nicht geimpften Sämlingen.

3. *Cenococcum geophilum*

a) Merkmale und systematische Stellung

Die ausgewachsenen Hyphen von *Cenococcum geophilum* Fr. (= *C. graniforme* (Sow.) Ferd. et Winge) sind dunkelbraun gefärbt, relativ dickwandig und besitzen einen Durchmesser von etwa 5—6 Mikrometer. Fruchtkörper sind nicht bekannt, wohl aber kommen Sklerotien häufig in den Böden vor. Bei den Sklerotien und in den von *Cenococcum* gebildeten Ektomykorrhizen ist die Anordnung der Hyphen im Tangentialschnitt sehr charakteristisch; Trappe (1971) fand ähnliche Strukturen in der Peridie der Ascokarpien von *Elaphomyces* und nimmt daher an, daß *Cenococcum* als Imperfektstadium zur Gattung *Elaphomyces* gehöre. Nach Pigott (1982a) besteht auch in der Feinstruktur Ähnlichkeit mit Ascomyceten, denn die dicken Wände der Manteloberfläche der *Cenococcum*-Mykorrhiza erinnern an die gelatinösen Wände vieler Ascomyceten in Flechten. Die von dem Pilzmantel in den Boden ausstrahlenden sehr starren Hyphen werden bis über 1 cm lang.

b) Ökologie und Physiologie

Cenococcum geophilum steht in seinem ökologischen Verhalten zwischen den echten Mykorrhizapilzen und den Saprophyten. Mikola (1948) untersuchte die Ansprüche des Pilzes in Reinkultur und stellte hinsichtlich des pH-Wertes des Kulturmediums eine breite Spanne von 2,4 bis 7,0 fest mit einem Optimum bei 4,0. Das Temperaturoptimum lag bei 25 °C, also wesentlich höher als das der meisten Mykorrhizapilze. Daher ist es wahrscheinlich, daß *Cenococcum* auch im Freiland höhere Temperaturen besser erträgt als viele andere Mykorrhizapilze.

Die dargebotenen Kohlenhydrate verarbeitet *Cenococcum* sehr ökonomisch, d. h. die produzierte Trockensubstanz ist im Vergleich zu den verbrauchten Kohlenhydraten sehr hoch (ökonomischer Koeffizient = 0,56). *Cenococcum* ist offensichtlich viel weniger als andere Mykorrhizapilze auf die Kohlenhydratversorgung durch den Wirtsbaum angewiesen, denn er vermag auch unter sehr ungünstigen Bedingungen, z. B. bei starker Beschattung des Wirtsbaumes, noch eine Mykorrhiza zu bilden. Auch viele schwach mykotrophe Gattungen wie *Acer, Eucalyptus, Helianthemum* und *Tilia* sind häufig mit diesem Pilz vergesellschaftet.

Charakteristisch ist das gehäufte Auftreten der *Cenococcum*-Mykorrhiza im Rohhumus (Ferdinandsen und Winge, 1925; Mikola, 1963). Weiterhin ist sie typisch für Standorte, die zeitweilig austrocknen (Worley und Hacskaylo, 1959; Meyer, 1964; Read et al., 1977; Theodorou, 1978; Pigott, 1982b). Auch an weitgehend eingepflasterten und daher unter Wasserstreß leidenden Straßenbäumen ist *Cenococcum* ein wichtiger Pilzpartner. Mexal und Reid (1973) erzielten bei *Cenococcum* ein maximales Mycelwachstum bei einem Wasserpotential von −15 bar (in dieser Größenordnung liegt der permanente Welkepunkt der höheren Pflanzen), während *Suillus luteus* und *Telephora terrestris* bei −5 bar optimal wuchsen. Nach Saleh-Rastin (1976) gedeiht *Cenococcum* in Nährlösungen noch bei einem NaCl-Zusatz von 11 g/l. Diese hohe Salztoleranz dürfte auch maßgebend sein für das häufige Auftreten von *Cenococcum* an unter Streusalzstreß leidenden Straßenbäumen. Auf Grund der hohen Salztoleranz erscheint der Pilz erfolgversprechend für Aufforstungen in versalzten Gebieten.

Pigott (1982b) nimmt an, daß die hohe Trockenresistenz der *Cenococcum*-Mykorrhiza auf den gelatinösen Wänden der äußeren Mantelzellen beruhe. Diese gelatinösen Wände schwellen bei Befeuchtungen wie auch die Hyphen von Ascomyceten-Partnern in Flechten. Bei Trockenheit bleibt die Mykorrhiza intakt, und Pigott (1982a) entnahm trockenen Böden mit einem Wasserpotential von −18 bis −55 bar noch lebensfähige *Cenococcum*-Mykorrhizen. Nach Wiederbefeuchtung kann eine *Cenococcum*-Mykorrhiza im Gegensatz zu Mykorrhizen mit dünnwandigen, hyalinen Hyphen wieder aktiv werden, sie ist in dieser Hinsicht mit den Flechten vergleichbar. Die *Cenococcum*-Mykorrhiza versetzt die Feinwurzeln der Bäume also in die Lage, zeitweilige Trockenheit besser zu überstehen. Diesem Vorteil steht die offenbar geringere Wirksamkeit bei der Nährsalzaufnahme gegenüber (Mejstrik und Krause, 1973).

c) Die Rolle von *Cenococcum* bei der Humusbildung

In Waldböden, die periodischer Austrocknung unterliegen, hat die *Cenococcum*-Mykorrhiza einen hohen Anteil. So zeichnen sich viele Waldstandorte des pazifischen Teils der USA durch relative Sommertrockenheit aus, und hier gedeiht ein nemoraler Nadelwald (Halbfeucht- und Trocken-Nadelwald). In einem dieser Wälder *(Abies amabilis)* ermittelten Vogt et al. (1981a) einen *Cenococcum*-Anteil von 40—96 % an der Gesamtmykorrhizenzahl, wobei mehr als 80 % der *Cenococcum*-Mykorrhizen im A-Horizont lokalisiert waren. Die Masse der Sklerotien betrug 3000 kg/ha (Vogt et al., 1981b).

Cenococcum kommt in Mitteleuropa in fast allen Waldböden vor, am häufigsten dort, wo zeitweilige Trockenheit herrscht. Derartige Bedingungen sind z. B. im Rohhumus gegeben, wo die Bäume gezwungen sind, ihre Feinwurzeln im Auflagehumus zu konzentrieren (vgl. Abb. 1). Dort wurden in einem Buchenbestand auf Eisenhumus-Podsol maximal 45600 Wurzelspitzen pro 100 ml Humus gezählt, wovon fast 50 % *Cenococcum*-Mykorrhizen waren (Meyer, 1964). Die Konzentration fast aller Feinwur-

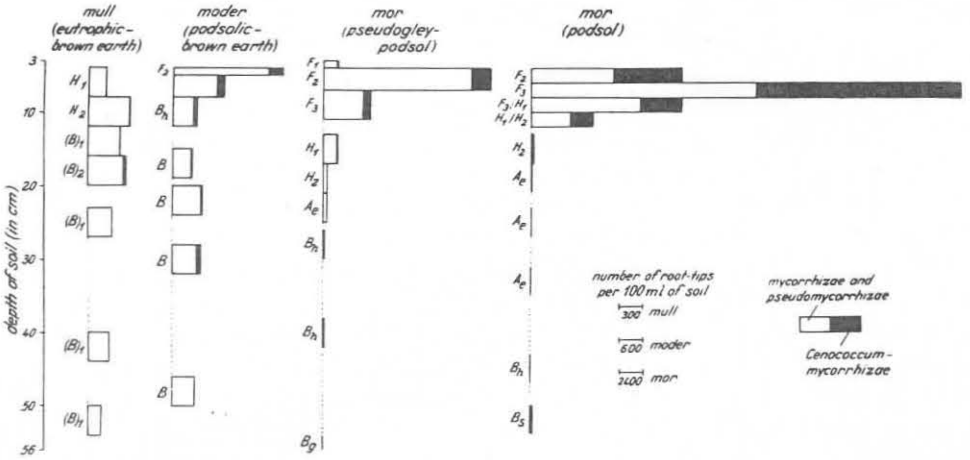

Abb. 1: Zahl der Wurzelspitzen je 100 ml in eutropher Braunerde, podsolider Braunerde und Podsol (nach Meyer, 1964)

zeln im Auflagehumus führt in Trockenperioden zu einer raschen Erschöpfung des Wasservorrates und damit einhergehend zu einer relativen Förderung von *Cenococcum.* Dagegen kann in Böden, die bis in größere Tiefen erschlossen sind, der Wasservorrat eines entsprechend größeren Bodenvolumens genutzt werden, und die *Cenococcum*-Mykorrhiza tritt stark zurück.

Die hohe Zahl an *Cenococcum*- Mykorrhizen im Rohhumus hat zur Folge, daß auch viele tote Mykorrhizen dieses Typs anfallen. Im Gegensatz zu Pseudomykorrhizen und Mykorrhizen mit hyalinen Hyphen werden die *Cenococcum*-Mykorrhizen bzw. ihr Pilzmantel und die Hyphen nur langsam zersetzt. Abbauversuche (Meyer, 1970) ergaben, daß insbesondere das Material der dunklen alten Hyphen und der zerriebenen Sklerotien gegenüber mikrobiellem Angriff widerstandsfähiger ist als andere Hyphen (vgl. Tab. 1). Im Rohhumus reichern sich die Reste von *Cenococcum* daher an, und gemäß Dünnschliffuntersuchungen besteht ein Großteil des organischen Materials der unteren Schicht des Auflagehumus aus Resten von *Cenococcum*-Hyphen und Mänteln. Rohhumus entsteht also nicht nur aus Blatt- bzw. Nadelresten, sondern in erheblichem Maße kommen *Cenococcum*-Hyphen hinzu. Deren schwere Zersetzbarkeit trägt wesentlich zur Anreicherung organischer Substanz bei. Die Abbaurate der Humusstoffschicht des Buchenrohhumus beträgt nur 24 % der vergleichbaren Schicht im Mull (Meyer, 1959), wo *Cenococcum* stark zurücktritt.

Tab. 1: Sauerstoffverbrauch und Abbaurate von 20 mg Mycel in 14 Tagen (nach Meyer, 1970)

	O_2-Verbrauch in µl	O_2-Verbrauch in mg	C-Veratmung* mg	Abbaurate** (%)
Mucor hiemalis	10 630	13,36	5,01	50,1
Poria vaporaria	7 903	9,93	3,73	37,3
Amanita muscaria	7 994	10,04	3,77	37,7
Scopularia phycomyces	8 472	10,89	4,09	40,9
Aureobasidium pullulans	5 988	7,52	2,82	28,2
Ceratocystis coerulescens	2 549	3,20	1,20	12,0
Cenococcum (junges Mycel, grau)	6 638	8,34	3,13	31,3
Cenococcum (braunes Mycel)	3 365	4,23	1,59	15,9
Cenococcum sehr altes Mycel, schwarzbraun)	1 757	2,21	0,83	8,3
Cenococcum (Sklerotien)	139	0,18	0,07	0,7

* bei Annahme von RQ = 1 — ** bei Annahme von C = 50 %

In der unteren Humusstoffschicht und im Ae häufen sich auch die Sklerotien von *Cenococcum* an. Nach Baren (1932) besteht die organische Substanz der Sklerotien fast aus reinem Kohlenstoff. (Die Sklerotien lassen sich leicht gewinnen durch Aufschlämmen des Humus und anschließendem Evakuieren, die nicht mehr keimfähigen Sklerotien schwimmen dann auf der Wasseroberfläche.) Sklerotien von *Cenococcum* wurden in interglazialen und glazialen Ablagerungen Norddeutschlands häufig gefunden. Die ersten Angaben dazu stammen von Weber (1896).

Wie bereits erwähnt, enthalten die Wälder des westlichen Nordamerikas einen hohen Anteil der *Cenococcum*-Mykorrhizen. In den dortigen Herkunftsgebieten der Douglasie untersuchte Otto (1984) u. a. die Humusbeschaffenheit und erwähnt das „Rätsel der weiten C/N-Verhältnisse" des Humus in den Douglasien-Wäldern. Sklerotien und Mycelien von *Cenococcum* haben dort mit großer Wahrscheinlichkeit zu einer Erweiterung des C/N-Verhältnisses beigetragen, denn eigene Untersuchungen (Meyer, 1959, 1964) weisen ein deutlich weiteres C/N-Verhältnis in solchen Humusschichten aus, die von *Cenococcum* beherrscht werden. Normalerweise verengt sich das C/N-Verhältnis mit fortschreitendem Humusabbau, im Rohhumus mit viel *Cenococcum* in der unteren Humusauflage kehrt sich diese Tendenz jedoch um (im Eisenhumus-Podsol z. B. wurde im OF_1 ein C/N-Verhältnis von 30,5 ermittelt, und im OH_1 betrug es 47,9).

d) *Cenococcum* und Waldsterben

Die obigen Ausführungen haben gezeigt, daß die *Cenococcum*-Mykorrhizen Trokkenheit eher ertragen können als solche mit hyalinen Hyphen und daß Trockenheit *Cenococcum* daher gegenüber den anderen Mykorrhizapilzen zur Vorherrschaft gelangen läßt. Unsere durch Immissionen geschwächten Waldbestände reagierten nun in den letzten Jahren besonders empfindlich auf Trockenheit. Diese Empfindlichkeit kann auf reduziertem Bodenwassergehalt beruhen oder auf einer Schwächung des Wurzelsystems mit entsprechend unzureichender Ausnutzung des Bodenwassers. Im ersten Falle wäre eine Zunahme von *Cenococcum* zu erwarten, wofür die bisherigen Untersuchungen in geschädigten Waldbeständen keine Anhaltspunkte ergeben. Für den zweiten Fall (Schädigung des Wurzelwerkes und unzureichende Wasseraufnahme durch die Bäume) sprechen einerseits die mit nachlassender Wurzelkonkurrenz einsetzende Verkrautung vieler Waldschadensflächen und andererseits die höhere mittlere Feuchtezahl im Vergleich zu den wenig geschädigten untersuchten Probeflächen.

Da *Cenococcum* seine Konkurrenzkraft offenbar nur unter extremeren Bedingungen wie periodischer Bodentrockenheit entfalten kann, dürfte eine Impfung mit *Cenococcum* zur Reduzierung der Waldschäden keine Erfolgsaussichten haben.

4. Zusammenfassung

Extreme Standorte sind durch das Vorherrschen oder durch den Mangel eines Standortfaktors (wie Wasser, Temperatur oder chemische Verbindungen) gekennzeichnet. Unter derartigen Bedingungen sind Bäume mit Ektomykorrhiza oft konkurrenztüchtiger und gelangen zur Vorherrschaft (z. B. boreale und subalpine Kältegrenzen des Waldes, Trockengrenze zur Steppe oder Prärie). Extremen Pionierstandorten oder ungünstigen Rohhumusstandorten sind die Mykorrhizapilze *Pisolithus tinctorius* und *Cenococcum geophilum (= C. graniforme)* gut angepaßt. Beide Pilze haben ein breites Wirtsspektrum und werden bei Verbesserung der Standortbedingungen von anderen Mykorrhizapilzen verdrängt. Künstliche Impfung mit *Pisolithus tinctorius* ermöglichte eine erfolgreiche Begrünung von sauren Abraumhalden des Kohlebergbaus mit relativ hohen Konzentrationen an Al, Mn, S oder Zn.

Cenococcum geophilum ist ein trockenresistenter Pilz, und *Cenococcum*-Mykorrhizen sind befähigt, Trockenheit besser zu ertragen als Mykorrhizen mit hyalinen Hyphen.

Waldböden, die periodischer Austrocknung ausgesetzt sind, enthalten daher einen größeren Anteil an *Cenococcum*-Mykorrhizen und an *Cenococcum*-Sklerotien. Im Rohhumus, wo sich fast alle Feinwurzeln in den oberen 15 cm ausbreiten mit entsprechenden Auswirkungen auf den Wasserhaushalt dieser Schicht, sind fast 50 % der Feinwurzeln zu *Cenococcum*-Mykorrhizen umgewandelt. Die dunklen derben *Cenococcum*-Hyphen sind wesentlich resistenter gegenüber mikrobiellem Abbau als hyaline Hyphen und tragen daher mit zur Rohhumusbildung bei.

5. Literatur

Baren, J., 1932: Vorkommen von kohligem Humus im Rohhumus. Abh. Naturw. Ver. Bremen, Sonderh. zu Bd. **28**, 205—210.

Berry, C. R., 1982: Survival and growth of pine hybrid seedlings with *Pisolithus* ectomycorrhizae on coal spoils in Alabama and Tennessee. J. Environ. Qual. **11**, 709—715.

Duddrigde, J. A. and Read, D. J., 1984: The development and ultrastructure of ectomykorrhizas. New Phytol. **96**, 565—573.

Ferdinandsen, C. and Winge, Ö., 1925: *Cenococcum* Fr. A monographic study. Kgl. Veterinaer- og Landbohøjsk., Aarskr., 332—382.

Last, F. T., Mason, P. A., Wilson, J. and Deacon, J. W., 1983: Fine roots and sheathing mycorrhizas: their formation, function and dynamics. Plant and Soil **71**, 9—21.

Mahoney, M. J., Skelly, J. M. and Chevone, B. I., 1983: Effects of ozone and sulfur dioxide on mycorrhizal formation and growth of Loblolly Pine. Phytopathology **73**, 370.

Marx, D. H., 1977: Tree host range and world distribution of the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius*. Can. J. Microbiol. **23**, 217—223.

Marx, D. H., Ruehle, J. L., Kenney, D. S., Cordell, C. E., Riffle, J. W., Molina, R. J., Pawuk, W. H., Navratil, S., Tinus, R. W. and Goodwin, O. C., 1982: Commercial vegetative inoculum of *Pisolithus tinctorius* and inoculation techniques for development of ectomycorrhizae on container-grown tree seedlings. Forest Sci. **28**, 373—400.

Mejstrik, V. K. and Krause, H. H., 1973: Uptake of ^{32}P by *Pinus radiata* roots inoculated with *Suillus luteus* and *Cenococcum graniforme* from different sources of available phosphate. New Phytol. **72**, 137—140.

Mexal, J. and Reid, C. P. P., 1973: The growth of selected mycorrhizal fungi in response to induced water stress. Can. J. Bot. **51**, 1579—1588.

Meyer, F. H., 1959: Untersuchungen über die Aktivität der Mikroorganismen in Mull, Moder und Rohhumus. Arch. Mikrobiol. **33**, 149—169.

Meyer, F. H., 1964: The role of the fungus *Cenococcum graniforme* (Sow.) Ferd. et Winge in the formation of mor. In: J. Jongerius (ed.), Soil Micromorphology, pp. 23—31. Elsevier Publ. Comp. Amsterdam.

Meyer, F. H., 1970: Abbau von Pilzmycel im Boden. Pfl.ern. Bdkde. **127**, 193—199.

Mikola, P., 1948: On the physiology and ecology of *Cenococcum graniforme*. Comm. Inst. Forest. Fenn. **36**, 1—104.

Mikola, P., 1963: Beziehungen der Mykorrhizen zu forstlichen Humustypen. In: P. Mikola (Ed.), Int. Mykorrhizasymposium Weimar 1960, 279—284. VEB G. Fischer, Jena.

Otto, H. J., 1984: Standortskundliche Aufnahmen und Gliederungen in wichtigen Herkunftsgebieten der Douglasie des westlichen Washington und Oregon sowie in Südwest-Britisch-Kolumbien. Aus dem Walde **38**, 1—282.Pigott, C. D., 1982a: Fine structure of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr. on *Tilia cordata* Mill. New Phytol. **92**, 501—512.

Pigott, C. D., 1982b: Survival of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr. in dry soils. New Phytol. **92**, 513—517.

Read, D. H., Kianmehr, H. and Malibari, A., 1977: The biology of mycorrhiza in *Helianthenum* Mill. New Phytol. **78**, 305—312.

Saleh-Rastin, N., 1976: Salt tolerance of the mycorrhizal fungus *Cenococcum graniforme* (Sow.) Ferd. Europ. J. Forest Pathol. **6**, 184—187.

Singer, R., 1963: Der Ektotroph, seine Definition, g 184—187.

Singer, R., 1963: Der Ektotroph, seine Definition, geographische Verbreitung und Bedeutung in der Forstökologie. In: P. Mikola (Ed.), Mykorrhiza, Int. Mykorrhizasymposium, Weimar 1960, 223—231. VEB G. Fischer, Jena.

Theodorou, C., 1978: Soil moisture and the mycorrhizal association of *Pinus radiata* D. Don. Soil Biol. Biochem. **10**, 33—37.

Thomas, G. W., Rogers, Doreen and Jackson, R. M., 1983: Changes in the mycorrhizal status of Sitka spruce following outplanting. Plant and Soil **71**, 319—323.

Trappe, J. M., 1962: Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. Bot. Rev. **28**, 538—606.

Trappe, J. M., 1971: Mycorrhiza — forming Ascomycetes. In: E. Hacskaylo (ed.), Mycorrhizae, pp. 19—37. US Dept. Agric., Forest Serv. Misc. Publ. 1189.

Vogt, K. A., Edmonds, R. L. and Grier, C. C., 1981a: Dynamics of ectomycorrhizae in *Abies amabilis* stands: The role of *Cenococcum graniforme*. Holarct. Ecol. **4**, 167—173.

Vogt, K. A., Edmonds, R. L. and Grier, C. C., 1981b: Biomass and nutrient concentrations of sporocarps produced by mycorrhizal and decomposer fungi in *Abies amabilis* stands. Oecologia **50**, 170—175.

Weber, C. A., 1896: Über die fossile Flora von Honerdingen und das nordwestdeutsche Diluvium. Abh. Naturw. Ver. Bremen **13**, 436.

Wilson, J. W. and Harley, J. L., 1983: The development of mycorrhiza on seedlings of *Fagus sylvatica* L. New Phytol. **95**, 673—695.

Worley, J. F. and Hacskaylo, E., 1959: The effect of available soil moisture on the mycorrhizal association of Virginia pine. Forest Sci. **5**, 267—268.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. F. H. Meyer, Institut für Landschaftspflege und Naturschutz, Universität Hannover, Herrenhäuser Straße 2, D-3000 Hannover 21.